Untersuchungen über die Bewegung der Plasmodien.

I. Teil.

Die Rhythmik der Protoplasmaströmung

von

Dr. V. Vouk.

Aus dem pflanzenphysiologischen Institut der k. k. Universität in Wien. Neue Folge, Nr. 7.

(Mit 1 Tafel und 3 Textfiguren.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 20. Oktober 1910.)

I.

Schon De Bary[1] machte in seinem fundamentalen Werke über Mycetozoen auf die Eigenart der Protoplasmaströmung bei Plasmodien aufmerksam. Diese äußert sich hauptsächlich im Hin- und Herströmen des flüssig-körnigen Endoplasmas in bestimmten Richtungen des vielverzweigten Plasmodiums. Diese Strömung wurde später von Hofmeister[2] in ausgezeichneter Weise beschrieben, weshalb ich hier von einer nochmaligen Beschreibung absehe. Um aber das Wichtigste hervorzuheben, gebe ich den folgenden Satz aus Hofmeister's Beschreibung wieder: »Nach kürzerer oder längerer, in keinem Fall 5 Minuten übersteigender Dauer der Strömung in einer gegebenen Richtung verlangsamt sie sich sehr rasch und steht dann still. Bald tritt dann eine Strömung in anderer Richtung

[1] De Bary, Die Mycetozoen, 1864.

[2] Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle, p. 18.

ein; in der Regel eine genau entgegengesetzte, welche, von dem bisherigen Zielpunkt fern entstehend, allmählich bis zu diesem zurückgreift und das hier aufgesammelte Protoplasma großenteils zu der Stelle zurückbefördert, von der es kam.« Auch Cienkowski,[1] der sich speziell mit Plasmodien beschäftigte, beschreibt diese Strömung in ähnlicher Weise. Seit dieser Zeit wurde meines Wissens diese eigenartige Plasmaströmung genauer und ausführlicher nicht untersucht. In der umfangreichen Literatur über Protoplasmaströmung wird die Plasmodienströmung zwar sehr oft genannt und sogar mit verschiedenen Theorien »erklärt«, jedoch mehr als die bloße Tatsache des Hin- und Herströmens des Plasmas ist bisher nicht bekannt gewesen.

Das muß um so mehr Verwunderung erregen, als der Gedanke naheliegt, daß dieses Hin- und Herströmen des Protoplasmas einer Gesetzmäßigkeit unterliegt und diese sich in einem Rhythmus offenbart. Man hat schon seit Brücke's und Unger's Untersuchungen [2] die Protoplasmaströmung als eine Kontraktionserscheinung gedeutet und die Theorie von der Kontraktion des Plasmas, wie sie besonders Verworn [3] vertritt, nimmt auch die Kontraktion, beziehungsweise Expansion als einen rhythmischen Vorgang an.

Den oben erwähnten Gedanken hat zuerst Pfeffer ausgesprochen, wenn er sagt: [4]

»Da nun bei dem Plasmodium Expansion, beziehungsweise Kontraktion eine gewisse Zeit nach der einen und darauf nach der anderen Seite tätig ist, so ergibt sich ein periodisches Hin- und Herbewegen des Plasmodiums und somit auch der Strömung des inneren, flüssigeren Körnerplasmas, die immer nach den expansionstätigen, vorrückenden Partien des Plasmodiums gerichtet ist«; und an einer anderen Stelle: [5]

---

[1] Cienkowski, Zur Entwicklungsgeschichte der Myxomyceten. Prings. Jahrb. für wiss. Bot., Bd. III, 1863. — Das Plasmodium. Ebenda.

[2] Vgl. Hofmeister, l. c., p. 61.

[3] Verworn, Die Bewegung der lebendigen Substanz. Jena 1892.

[4] Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. II, p. 713.

[5] L. c., p. 718.

»....offenbar wird aber allein durch den schon charakterisierten, antagonistischen Rhythmus von Kontraktion und Expansion, d. h. durch den hierdurch geschaffenen Druckunterschied das zähflüssige Endoplasma nach dem jeweilig expansionstätigen Ende getrieben.....« In den folgenden Zeilen dieser Arbeit wird der Gedanke von dem Rhythmus der Protoplasmaströmung durch genaue Beobachtungen als richtig befunden, wobei auch andere, recht unerwartete Gesetzmäßigkeiten zutage getreten sind.

Der Grund, warum wir seit De Bary's und Hofmeister's Untersuchungen über die Protoplasmaströmung bei Plasmodien nichts Neues erfahren haben, liegt offenbar in der Unzulänglichkeit der Untersuchungsmethoden sowie der Objekte zur mikroskopischen Beobachtung. Man hat früher die Untersuchungen in der primitiven Weise durchgeführt, daß man große Plasmodienstücke auf eine Glasplatte (Objektträger) übertragen und, nachdem sie sich von der Verletzung erholt hatten, der mikroskopischen Beobachtung unterworfen hat. Da diese Methode mit Fehlern behaftet war, so war erwünscht, sich nach einer besseren umzusehen.

Seitdem durch Nadson,[1] Pinoy,[2] Constantineanu[3] und andere die bakteriologische Technik auch zur Untersuchung der Myxomyceten angewendet wurde, ist uns die Möglichkeit gegeben, die Plasmodien auf festen Substraten in vitro zu ziehen und auf diese Weise einer mikroskopischen Beobachtung direkt zugänglich zu machen. Ich kultivierte auf diese Weise die Plasmodien von *Didymium nigripes* Fr., eines auf den abgestorbenen Stengeln der Saubohne *(Vicia Faba)* vorkommenden Myxomyceten, und zwar auf einem Nährboden folgender Zusammensetzung:

---

[1] Nadson, Des cultures du *Dictyostelium mucoroides*. Scripta botanica, XV, 1899. St. Petersburg (russisch).

[2] Pinoy, Nécessité d'une symbiose microbienne pour obtenir la culture des Myxomycètes. Bull. de la Soc. Mcyologique de France, T. 137, 1903.

[3] Constantineanu J., Über die Entwicklungsbedingungen der Myxomyceten. Diss. Halle, 1907.

1000 *g* verdünntes Extrakt aus Bohnenstengeln,
1 *g* Pepton,
2 *g* Agar.

Die Kulturen [1] auf solchem *Vicia*-Pepton-Agar waren ziemlich üppig und ich konnte schon den vierten Tag nach der Impfung ganz kleine, in der Entwicklung begriffene Plasmodien unter dem Mikroskop beobachten. Sie wuchsen allmählich bis zur Größe einiger Zentimeter heran, wanderten in der Regel bis an den Rand der Petrischale, wo sie nach 10 bis 15 Tagen fruktifizierten. So kann man alle Entwicklungsstadien mit den schwachen Vergrößerungen beobachten.

II.

Bei der Betrachtung der Plasmodienströmung sind folgende Umstände im Auge zu behalten:

1. die Zeit, innerhalb welcher sich das Protoplasma in einer bestimmten und in einer dieser entgegengesetzten Richtung bewegt;

2. der Weg, welchen das Protoplasma bei der Hin- und Zurückströmung zurücklegt;

3. die Geschwindigkeit, mit welcher sich das Protoplasma bewegt, und

4. die äußeren Bedingungen, unter welchen sich das Plasmodium befindet.

Ich ging zuerst an die Untersuchung des ersten Faktors — der Zeit des Hin- und Zurückströmens — mit dem ich mich

---

[1] Eine Reinkultur des kultivierten Myxomyceten zu gewinnen, ist mir bisher nach allerdings wenigen Versuchen nicht gelungen. Ich konnte den Myxomyceten nur in »gemischten Reinkulturen«, d. h. in Gesellschaft mit einer Bakterie ziehen. Die Bakterie, welche sich in meinen Kulturen befand, habe ich nicht bestimmt; vermutlich ist sie, nach einigen Merkmalen zu schließen, *Bacillus fluorescens liquefaciens*. Diese Bakterie haben auch Nadson (l. c.) und Pinoy (l. c.) in Gesellschaft anderer Myxomyceten gefunden. Die beiden Autoren sind der Ansicht, daß zwischen den Myxomyceten und Bakterien ein symbiotisches Verhältnis herrscht. Nadson behauptet zwar eine Reinkultur von *Dictyostelium* erzielt zu haben, Pinoy konnte aber in keinem Falle nach vielen Versuchen eine Reinkultur gewinnen. Jedenfalls steht die Frage der Reinkultur von Myxomyceten noch immer offen.

in dieser Mitteilung ausschließlich beschäftigen will. Es hat sich nämlich nach einigen Beobachtungen, wie ich hier vorgreifend bemerken will, herausgestellt, daß der Weg und die Geschwindigkeit von der Zeitdauer des Hin- und Zurückströmens mehr oder weniger unabhängig sind. Das Charakteristische für den Rhythmus ist nur die Zeit; in meinen künftigen Untersuchungen jedoch werde ich mich auch mit anderen Faktoren beschäftigen.

Die äußeren Bedingungen sind jedenfalls auf den inneren Zustand des Protoplasmas von großem Einfluß; die Ernährung, Feuchtigkeit, Licht usw. sind wichtige Faktoren, die man immer berücksichtigen muß, deren genaues Studium aber in den Kreis spezieller Untersuchungen fällt.

Da die Strömung zuerst in einer bestimmten, bevorzugten Richtung stattfindet, um dann in die entgegengesetzte zurückzukehren, so schlage ich vor, statt Hin- und Zurückströmens von einem progressiven und regressiven Strom zu sprechen und sie kürzehalber P und R zu bezeichnen. Die Ausdrücke zentripetale und zentrifugale Strömung, wie sie Verworn[1] in Anwendung gebracht hat, sind hier, da das Plasmodium nicht konzentrisch gebaut ist, ungeeignet. Auch von einer Expansions- und Kontraktionsphase im Sinne Verworn's zu sprechen, möchte ich deshalb vermeiden, damit es nicht den Anschein erwecke, als schlösse ich mich einer vorhandenen Theorie an.[2]

Zur Untersuchung der Strömungsdauer bediente ich mich eines Sekundenchronometers.

Ich bringe hier meine ersten diesbezüglichen Aufzeichnungen.

---

[1] Verworn, l. c.

[2] Nach Jensen (Die Protoplasmabewegung. Ergeb. d. Physiol., I, 2. Abt., 1902, p. 1 bis 42) wäre der progressive Strom die zylindrogene und der regressive Strom die sphärogene Bewegungskomponente. Die beiden Ausdrücke entsprechen aber viel mehr der Expansions- und Kontraktionsphase Verworn's und beziehen sich hauptsächlich auf die Bewegung des ganzen Protoplasmakörpers.

1. Beobachtung

an einem Hauptstrom eines mittelgroßen Plasmodiums (über 1·5 *cm* Länge) bei Gaslicht.

P	*R*	*S*[1]
55[2]	24	79
60	23	83
54	30	84
45	38	83
41	34	75
49	36	85
41	40	81
38	42	80
35	41	76
39	36	75
44	39	83
42	41	83

Betrachten wir zunächst die Werte des progressiven Stromes. Sie variieren zwischen 35 und 60 Sekunden, und zwar sehr unregelmäßig. Nach jedem progressiven Strom stockt die Strömung auf einige Sekunden. Diese Stockung variiert in der Regel zwischen 2 bis 5 Sekunden, einer minimalen Zeit, welche im allgemeinen während der Beobachtung auch nicht berücksichtigt wurde. Die Werte des regressiven Stromes variieren zwischen 23 und 42 Sekunden. Das Maximum und das Minimum des progressiven Stromes sind bedeutend größer.

In der Regel dauert, wie aus späteren Beobachtungen ersichtlich wird, die Strömung in einer Richtung längere Zeit an und diese ist maßgebend für die Bewegungsrichtung des ganzen Plasmodiums.

Nicht wenig überrascht war ich, als ich nach kurzer Betrachtung der gewonnenen Zahlen bemerkte, daß die Summen von P und R äußerst wenig variieren. Betrachtet man nämlich die dritte Kolonne von Zahlen, die als Summen von P und R aufzufassen sind, so sieht man, daß der größte von dem kleinsten nur in 8 Sekunden abweicht. Daß es sich hier nicht um einen Zufall handelt, möge die folgende Aufzeichnung zeigen.

---

[1] $S = \text{Summe } (P+R)$.

[2] Die Ziffern bedeuten immer die Anzahl der Sekunden.

2. Beobachtung

an einem Hauptstrom im vorderen Teile eines mittelgroßen Plasmodiums bei Tageslicht und Zimmertemperatur von 21° C.

P	*R*	*S*	
43	50	93	
43	50	93	
43	44	87	
43	45	88	
43	42	85	
72	27	99 !!	Mittelwert 89
47	40	91	
38	48	86	
42	42	84	
49	38	87	
55	32	87	

Dauer der ganzen Beobachtung 16 Minuten, 3 Sekunden.

3. Beobachtung

an einem Hauptstrom im vorderen Teile des Plasmodiums bei Tageslicht und Zimmertemperatur von 21° C.

P	*R*	*S*	
67	26	93	
60	34	94	
71	24	95	
62	33	95	
42	38	80	Mittelwert 89·5
51	40	91	
53	38	91	
45	42	87	
45	37	82	
53	34	87	

Dauer der ganzen Beobachtung 15 Minuten, 5 Sekunden.

4. Beobachtung

an einem Hauptstrom im hinteren Teile eines Plasmodiums bei Tageslicht und Zimmertemperatur von 21° C.

P	R	S	
41	52	93	Mittelwert 87·7
43	51	94	
37	51	88	
38	53	91	
37	52	89	
36	53	89	
37	52	89	
34	42	76	
28	53	81	

Der Strom wird immer schwächer, die Bewegung immer langsamer und der Hauptstrom verliert sich schließlich gänzlich; er wird zu einem Nebenstrom. Beobachtungsdauer: 13 Minuten.

Nach der ersten Beobachtung haben wir die Annahme gemacht, daß der progressive Strom immer längere Zeit dauert als der regressive und daß durch ihn auch die Bewegungsrichtung des Plasmodiums gegeben ist. In der 2. Beobachtung sehen wir, daß im Anfang $P < R$ und erst am Schlusse der Beobachtung $P > R$ war. In der 3. Beobachtung war tatsächlich $P > R$, während in der 4. Beobachtung wieder $P < R$ war. Wie läßt sich diese anscheinende Unregelmäßigkeit erklären? Wie schon früher erwähnt, wurde durch Beobachtung festgestellt, daß die Strömung in der Richtung, nach welcher sich das Plasmodium hinbewegt, immer längere Zeit andauert, da in der Bewegungsrichtung des Plasmodiums eine größere Masse des Plasmas befördert wird und befördert werden muß. Diese Richtung wurde der progressive Strom genannt. Im ersten Falle (2. Beob.) ist demnach kein Vorschreiten des Plasmodiums in bestimmter Richtung gegeben, da ungefähr $P = R$. Im letzten Falle (4. Beob.), wo $P < R$, ist die Richtung durch die größere Zahl gegeben, die Ströme sind also in Wirklichkeit umgekehrt zu bezeichnen. Diese Beobachtung wurde nämlich an einem Strom im hinteren Teile des Plasmodiums gemacht und an einem solchen ist die Richtung der Bewegung des Plasmodiums nicht ersichtlich.

Fassen wir das bisher Behandelte zusammen, so können wir sagen: Die Strömung in der Bewegungsrichtung des Plasmodiums, d. h. die progressive Strömung dauert stets längere Zeit an als die entgegengesetzte, regressive Strömung ($P > R$).

Die Summe der Zeiten des progressiven und regressiven Stromes variiert in der 2. Beobachtung zwischen 84 und 93; die Differenz zwischen Maximum und Minimum beträgt im ganzen 9 Sekunden. Daß in einem Falle sogar die Summe 99 erreicht, beruht höchstwahrscheinlich auf einer Störung durch irgendeinen äußeren Eingriff. Aber auch in diesem Falle tritt die Gesetzmäßigkeit klar hervor, da entsprechend auf einen überaus großen Wert (72) des progressiven Stromes ein auffallend kleiner Wert (27) des regressiven Stromes folgt, so daß die Summe nur 10 über den Mittelwert betrug. Gleich nach dieser Unregelmäßigkeit kamen die Ströme in den früheren gesetzmäßigen Gang. In den beiden anderen Fällen (3. und 4. Beob.) beträgt die Differenz der Summen nur 9 Sekunden.

Die Gesetzmäßigkeit der Summenkonstante tritt erst dann klar hervor, wenn wir den Mittelwert der Summen einzelner Beobachtungen betrachten. In den ersten zwei Fällen (2. und 3. Beob.) sind die Mittelwerte ganz gleich und betragen 89 Sekunden. Im dritten Falle (4. Beob.) ist der Mittelwert etwas niedriger (88 Sekunden). Die letzte Beobachtung wurde aber am hinteren Teile des Plasmodiums angestellt, während die beiden ersten Beobachtungen am vorderen Teile des Objektes gemacht wurden.

Daß diese Summenkonstante nicht bei allen Plasmodien gleich sein wird, war zu erwarten. Ich führe hier einige Beobachtungen, die ich an anderen Plasmodien durchgeführt habe, an.

5. Beobachtung

an einem 10 Tage alten Plasmodium, und zwar an einem Hauptstrom des hinteren Teiles.

P	*R*	*S*	
59	63	122	Mittelwert 115·8
60	62	122	
62	56	118	
55	57	112	
54	57	111	
58	56	114	
59	55	114	
56	58	114	

Die Summen sind zwar im Anfang etwas größer, dann sinken sie; schließlich sind sie auffallend konstant. Der berechnete Mittelwert ist viel größer als in früheren Beobachtungen.

6. Beobachtung

an einem ganz kleinen Plasmodium, das kaum eine Strömung zeigt.

P	*R*	*S*	
29	25	54	Mittelwert 54·6
30	26	56	
33	23	56	
32	22	54	
28	25	53	

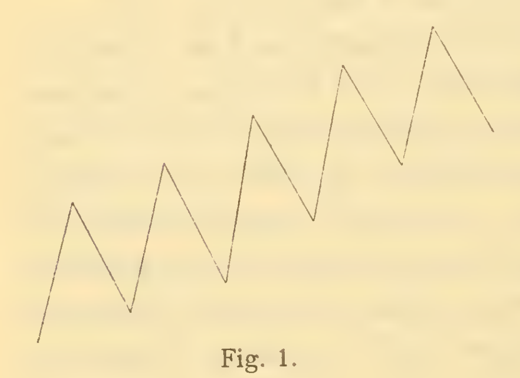


Fig. 1.

Hier ist die Gesetzmäßigkeit auffallend klar zu sehen. Die Summen variieren kaum um 3 Sekunden. Der Mittelwert ist aber viel niedriger als in den ersten Fällen.

Nehmen wir an, daß der Weg und die Geschwindigkeit der Strömung annähernd gleich bleiben, so können wir uns diese rhythmische Bewegung durch obige gebrochene Linie darstellen. (Fig. 1.)

Auf der Ordinate sind die Zeiten und die Richtung von P und R und auf der Abszisse eine konstante Zahl, die sich auf den Weg und die Geschwindigkeit bezieht, aufgetragen. Die beiden letzteren sind als gleich angenommen.

Ich bringe hier noch ein weiteres Beispiel.

7. Beobachtung.

R	*P*	*S*	
24	41	65	Mittelwert 68·5
26	40	66	
30	44	74	
26	44	72	
27	41	68	
24	42	66	

Aus diesem Beispiel sieht man, daß auch $P > R$ und die Gesetzmäßigkeit der Summenkonstante realisiert ist. Der Mittelwert ist wieder eine andere Zahl. Den rhythmischen Gang der Strömung können wir wie früher graphisch darstellen und bekommen die beistehende Fig. 2.

Die aufgefundene Gesetzmäßigkeit kann man im folgenden Satze präziser ausdrücken: Die Summe der Zeitdauer des progressiven und regressiven Stromes ist für

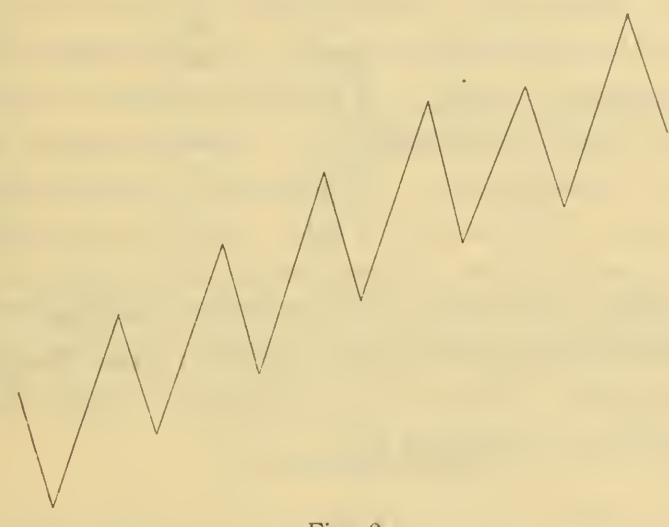


Fig. 2.

ein bestimmtes Plasmodium eine konstante und bestimmte Größe oder, in die Formel gesetzt,

$$P + R = T.$$

III.

Durch das oben erwähnte Gesetz sind wir zu einer bestimmten und für ein bestimmtes Plasmodium konstanten Größe gelangt, welche sich auch zahlenmäßig ausdrücken läßt. Wir haben bisher verschiedene Zahlen wie 54, 68, 87, 89, 116 usw. für verschiedene Plasmodien bekommen. Was aber zeigen uns diese Zahlen und welche Bedeutung haben sie?

Die Summe der Zeitdauer des progressiven und regressiven Stromes ist nichts anderes als die Zeitdauer eines ganzen Rhythmus. Es läßt sich dies mit der Schwingung eines Pendels

vergleichen; wie man bei diesem die Dauer des Hin- und Herganges Schwingungsdauer nennt, so könnte man auch hier die Zeitdauer des Hin- und Herströmens als Strömungsdauer bezeichnen. Da aber dieses Wort leicht zu einem Mißverständnis führen dürfte, indem man unter Strömungsdauer auch allgemein die Dauer der Strömung verstehen könnte, so spreche ich besser von Rhythmusdauer. Unter Rhythmusdauer verstehe ich demnach die Dauer eines rhythmischen Ganges, d. h. die Summe von P und R und bezeichne sie kürzehalber als T.

Mit der Auffindung dieser Größe ist uns auch ein Mittel gegeben, die Untersuchungen über den Einfluß äußerer Faktoren und Bedingungen vielseitig zu variieren. Bisher hat man allgemein bei den diesbezüglichen Untersuchungen die Geschwindigkeit und deren Veränderung berücksichtigt. Die Rhythmusdauer wird sich aber auch unter verschiedenen Bedingungen gewiß ändern. Einige diesbezügliche Beobachtungen werden in späteren Abschnitten dieser Arbeit mitgeteilt werden.

Die Rhythmusdauer läßt sich auch mit einer Stoppuhr viel leichter bestimmen als die Geschwindigkeit, welche besonders bei Plasmodien sehr variabel ist.

IV.

Bisher haben wir immer einen Hauptstrom entweder in der vorderen oder hinteren Ausbreitung des Plasmodiums betrachtet. Wie verhält sich nun aber der Rhythmus in den seitlichen Nebenströmen oder in den Strömen, welche im Entstehen oder in Auflösung, beziehungsweise Verschwinden begriffen sind?

Hier zunächst einige Messungen:

1. Beobachtung

an einem Verbindungsstück zwischen zwei Ausbreitungen eines mittelgroßen Plasmodiums.

P	R	S
68	46	114
65	52	117
57	53	110
55	62	117

(Hier wurde ich in der Beobachtung gestört; nach $1/2$ Stunde fortgesetzt.)

P	*R*	*S*	
44	55	99	
49	50	99	
53	55	108	
60	47	107	
71 (Pause 8)	28	99	
48	12	60	
80	33	113	
69	43	112	
58	48	106	Der Strom verschmälert sich allmählich und wird immer langsamer
49	53	102	
53	54	107	
58	47	105	
45	57	102	
40	54	94	

Die Summen variieren hier schon um viel mehr. Der Rhythmus ist also durch einen noch unbekannten Umstand gestört.

2. Beobachtung

an dem letzten Ast des hinteren Teiles eines Plasmodiums. Die hintere Ausbreitung eines Plasmodiums ist in der Regel in der Auflösung begriffen und das Bild des Netzes verändert sich daher fortwährend, wobei einige schweifartige Äste entstehen.

P	*R*	*S*	
63	41	104	
45	56	101	
37	65 (Pause 5)	102	
37	67	104	Der Ast verschmälert sich beständig und die Strömung wird immer langsamer
46	59 (Pause 27)	105	
32	12 (» 82)	44	
94	21 (» 10)	115	
60	32	92	

Im Anfang sieht man noch den Rhythymus deutlich hervortreten. Später aber ändert sich mit dem Ast und Strom auch die Rhythmusdauer. Dabei wird der Rhythmus durch länger andauernde Stockungen unterbrochen.

3. Beobachtung

an einem Nebenstrom einer in Auflösung begriffenen seitlichen Verzweigung.

P	R	S
28	56 (Pause 32)	84
52	29 (» 21)	81
29	47	76
15	17	32
25	39	64
17 (Pause 31)	43	60
26	45 (Pause 8)	71
38	48	86
58	38	96
56	50	106
32 (Pause 13)	17	79

Die Summen gehen in diesem Falle in ihren Werten so auseinander, daß ein gleichmäßiger Rhythmus nicht vorhanden ist. Auch die Stockungen der Strömung waren unregelmäßig. Kurze Stockungen wurden überhaupt nicht vermerkt.

Ich habe noch verschiedene seitliche Nebenströme untersucht und konnte überall, wo ein Strom, beziehungsweise Ast im Entstehen oder im Verschwinden begriffen war, eine ähnliche Unregelmäßigkeit finden. In solchen Strömen ist der Rhythmus einer stetigen Veränderung bis zum gänzlichen Aufhören unterworfen.

V.

Jede Beobachtung an einem Strom dauerte in der Regel 10 bis 15 Minuten. Während dieser Zeit verändert sich gewöhnlich das Bild des beobachteten Astes wesentlich und es kommt nicht selten vor, daß ein Hauptstrom durch Abfließen des Protoplasmas zu einem Seitenstrom wird. Besonders der hintere Teil eines Plasmodiums ist durch Auflösung und Neubildung der Stränge einer stetigen Veränderung unterworfen.

Wie rasch sich das Netzbild eines Plasmodiums während der Beobachtungszeit verändert, ist in den Bildern auf der Taf. I. dargestellt. Es wurde an diesem Plasmodium zugleich

untersucht, ob sämtliche Hauptströme eines Plasmodiums dieselbe Rhythmusdauer (T) haben.

Daher wurde nacheinander in bestimmten Strömen (I, II, III) die Rhythmusdauer bestimmt, worauf ich gleich mit dem Zeichenapparat das Plasmodium skizzierte und dann wieder T bestimmte. Die Fig. 1 stellt uns das Bild des Plasmodiums kurz vor der Beobachtung bei 120facher Vergrößerung dar. Es folgen dann die Beobachtungen.

Strom I.

P	R	S	
43	37	80	$T = 81 \cdot 5$
46	39	85	
42	39	81	
41	39	80	

Strom II.

P	R	S	
44	32	76	$T = 81 \cdot 5$
43	38	81	
37	44	81	
47	41	88	

Strom III.

P	R	S	
39	38	77	$T = 72 \cdot 5$
36	40	76	
34	39	73	
36	38	74	

Nach diesen Beobachtungen wurde sogleich die zweite Skizze des Plasmodiums entworfen (Fig. 2), was vielleicht 3 Minuten in Anspruch nahm. Dann wurden die Zeitmessungen im Strom II (Fig. 2) fortgesetzt wie folgt:

P	R	S	
46	34	80	$T = 79 \cdot 6$
44	36	80	
43	36	79	
44	36	80	
37	41	78	

Inzwischen hatte sich aber das Bild des Plasmodiums wieder stark verändert, wie es die gleich darauf skizzierte Fig. 3 darstellt. Aus diesen drei aufeinanderfolgenden Bildern sieht man, wie rasch die Form des Plasmodiums wechselt. *T* im Strome I und II ist ganz gleich (81 Sekunden). Daß *T* im Strom III etwas niedriger ist, läßt sich leicht dadurch erklären, daß sich der Strom, beziehungsweise Ast III während der Beobachtung, welche 11 Minuten dauerte, so weit verändert hat, daß er, wie aus der Fig. 2, Taf. I ersichtlich ist, zum letzten Strom geworden ist. Auch der Strom I hat sich wesentlich verändert, so daß bei der zweiten Beobachtung die Messung nur am Strom II möglich war. Schließlich waren alle drei Ströme zu einem einheitlichen Strom geworden. Nach der zweiten Beobachtung war *T* des Stromes II bloß um eine Kleinigkeit niedriger.

Ich glaube nach dieser Beobachtung annehmen zu dürfen, daß alle Hauptströme eines bestimmten Plasmodiums die annähernd gleiche Rhythmusdauer haben. Die Rhythmusdauer eines Hauptstromes ist zugleich *T* des ganzen Plasmodiums.

VI.

Wir haben bisher gesehen, daß die Rhythmusdauer bei verschiedenen Plasmodien verschiedene Werte annimmt. Der kleinste Wert war bisher 54 und der größte über 115. Dabei wurde aber die Größe und das Alter des Plasmodiums nicht berücksichtigt. Es erschien mir daher sehr wichtig, zu untersuchen, wie sich die Rhythmusdauer bei einem und demselben Plasmodium in verschiedenen Entwicklungsstadien verhält. Die Untersuchung ergab ein zu erwartendes, aber doch interessantes Resultat. Folgen wir zunächst dem Gange der Untersuchung.

1. Beobachtung.

Die Kultur 4 Tage alt. Das untersuchte Plasmodium makroskopisch kaum sichtbar; die Strömung (nur ein Strom

vorhanden) sehr langsam, doch deutlich sichtbar. Keine Stränge und Äste entwickelt. Die Größe zirka 0·7 mm^2.[1]

P	R	S	
29 (Pause 11)	25 (Pause 5)	54	$T = 54 \cdot 6$
30 (» 8)	26 (» 8)	56	
33 (» 10)	23 (» 9)	56	
32 (» 6)	22 (» 12)	54	
28 (» 13)	25	53	

Die Strömung ist bei diesen noch mikroskopisch kleinen Plasmodien sehr langsam. Die Strömungen werden durch längere Pausen regelmäßig unterbrochen. Die konstanten Summen treten dabei am besten hervor, wenn man die Pausen nicht mit einrechnet.

2. Beobachtung.

Dieselbe Kultur, 5 Tage alt. Die Strömung verläuft ohne längere Pausen. Die Stränge und Äste noch nicht entwickelt. Die Größe zirka 1·1 mm^2. $P \gtreqless R$.

P	R	S	
22	27	49	$T = 54$
25	30 (Pause 9)	55	
26	28	54	
28	26	54	
30	26	56	

3. Beobachtung.

Dieselbe Kultur, 6 Tage alt. Die Strömung regelmäßig ohne Pausen. Stränge und Äste noch nicht entwickelt. Die Größe zirka 1·6 mm^2. $P \gtreqless R$.

P	R	S	
27	31	58	$T = 58 \cdot 8$
30	29	59	
32	27	59	
30	32	62	
24	32	56	

[1] Die Größe des Plasmodiums wurde in der Weise bestimmt, daß ich das Plasmodium mit Hilfe eines Zeichenapparates skizzierte und die Skizzenoberfläche mit Millimeterpapier approximativ berechnete.

4. Beobachtung.

Dieselbe Kultur, 7 Tage alt. Die Strömungen regelmäßig und normal. Beginn der Ästebildung. Größe zirka 2·4 mm^2. $P > R$.

P	R	S	
35	25	60	$T = 62 \cdot 5$
36	29	65	
33	31	64	
32	29	61	

5. Beobachtung.

Dieselbe Kultur, $7^1/_2$ Tage alt. Die Strömung normal. Einige Äste und Stränge ausgebildet. $P > R$. Größe zirka 4 mm^2. Es wurden mehrere Messungen mit kurzen Zwischenpausen durchgeführt.

P	R	S	
40	32	72	$T = 72 \cdot 2$
36	38	74	
41	33	74	
38	33	71	
36	33	69	
38	33	71	
36	33	69	
40	29	69	
46	32	78	
40	32	72	
39	34	73	
31	36	67	
43	32	75	
42	35	77	
44	37	81	
33	39	72	
40	31	71	
44	32	76	
40	34	74	
38	33	71	
35	36	71	

6. Beobachtung.

Dieselbe Kultur, 8 Tage alt. Das Netz des Plasmodiums auf eine Oberfläche von zirka 9 mm^2 ausgebreitet. Die Strömung normal.

P	R	S	
45	43	88	
46	42	88	
47	40	87	
49	36	85	
46	40	86	$T = 86 \cdot 4$
45	36	81	
50	35	85	
48	45	93	
46	39	85	

7. Beobachtung.

Dieselbe Kultur, 10 Tage alt. Ein Netz von Strängen und Ästen ausgebildet und über eine Oberfläche von zirka 15 mm^2 ausgebreitet. $P \gtreqless R$.

P	R	S	
66	53	119	
63	54	117	
60	62	122	$T = 120 \cdot 6$
57	66	123	
61	61	122	

Die Resultate dieser Beobachtungen zusammengestellt, ergeben bei der

approximativen Größe von	die Rhythmusdauer von
0·7 mm^2	54
1·1 »	54
1·6 »	59
2·4 »	63
4 »	72
9 »	86
15 »	121

Es geht daraus hervor, daß die Rhythmusdauer mit dem Alter und mit der Größe des Plasmodiums wächst. Schließlich erreicht die Rhythmusdauer eine bestimmte

Größe, welche bis zur Vorbereitung des Plasmodiums zur Fruchtbildung konstant bleibt.

VII.

Öfters bemerkte ich, daß die Rhythmusdauer einer Konstante nicht entsprach, wenn ich die Beobachtungen, unmittelbar nachdem ich die Petrischale unter das Mikroskop gestellt hatte, notierte. Erst nach einiger Zeit nahm die Strömung den regelmäßigen Rhythmus an.

Wie läßt sich diese Störung des Rhythmus erklären?

Es ist sehr leicht denkbar, daß das Plasmodium durch das Übertragen und Umdrehen der Platte in eine gewisse Unruhe gebracht wird, d. h. daß der mechanische Reiz der Erschütterung vom Plasmodium perzipiert und als Störung des Rhythmus ausgelöst wird. Daß mechanische Reize auf das Plasma einwirken, ist z. B. für Pseudopodien [1] bekannt. Um diese Störung des Rhythmus durch die Erschütterung (Umdrehen und Stoßen der Petrischale) zu illustrieren, führe ich eine diesbezügliche Beobachtung an.

P	*R*	*S*
47	82	129
47	56	103
46	47	93
45	67	112
48	55	103
43	41	84
43	33	76
33	42	75
37	38	85
36	40	76
41	44	85
45	45	90
38	57	95
38	55	93
38	54	92
37	56	93

[1] Jensen (Die Protoplasmabewegung. Erg. d. Phys., I. Bd., 2. Abt., 1902, p. 23) sagt: »Wird ein Pseudopodium eines Retikulars von einem flüchtigen mechanischen oder anderen Reize getroffen, so erfährt dasselbe, nachdem die

Aus der Ziffernreihe ersieht man, wie die T zuerst größer, dann wieder kleiner, dann wieder größer werden und schließlich konstant bleiben.

Noch besser wird diese Erscheinung durch die folgende Fig. 3 illustriert.

Es wird durch künftige Untersuchungen gewiß gezeigt werden können, daß auch Reize anderer Qualität, nicht allein

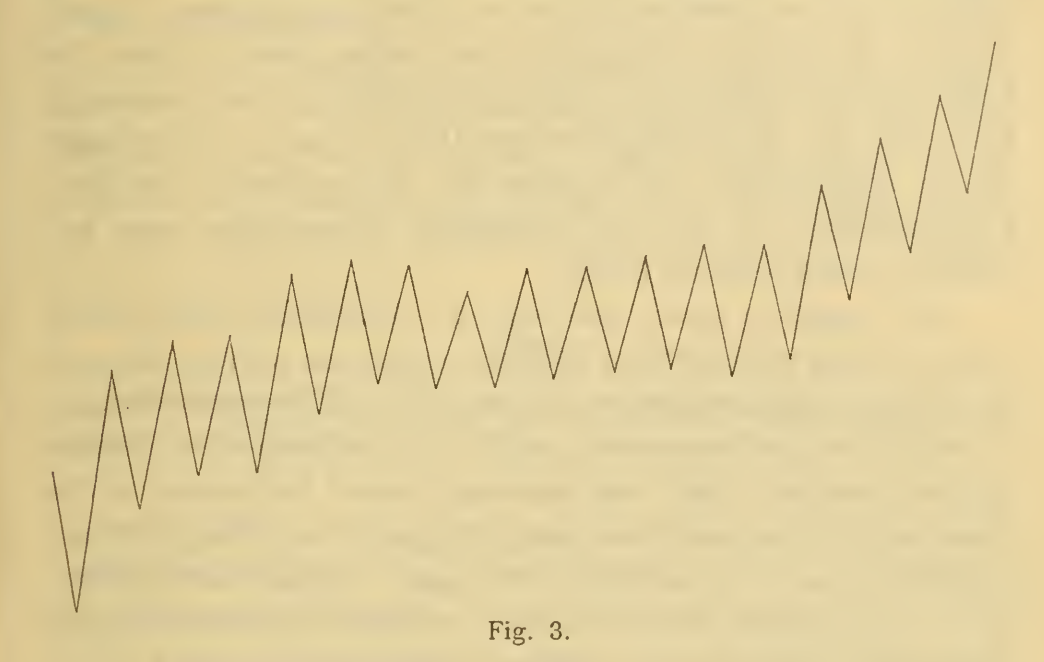


Fig. 3.

die mechanischen, eine Störung des Rhythmus hervorrufen können.

VIII.

Ich möchte endlich noch ganz kurz die Frage berühren, wie sich die aufgefundene Tatsache der rhythmischen Bewegung des Protoplasmas bei Plasmodien zu den allgemein herrschenden Theorien über Protoplasmaströmung verhält.

Als bedeutendste Theorie der Protoplasmabewegung gilt heutzutage die Kontraktionstheorie. Schon De Bary hatte angenommen, daß die abwechselnde Umdrehung ein und desselben Stromes durch wechselnde Kontraktion und Expansion der Hautschichten an den Enden des Protoplasmas zustande

Kontraktionswirkung abgelaufen ist, eine Verstärkung einer Expansionsbewegung.«

kommt. Von allen Variationen der Kontraktionshypothese (Brücke, Berthold, Engelmann, Verworn) läßt sich jene von Verworn (l. c.) der rhythmischen Abwechslung des progressiven und regressiven Stromes am besten anpassen. Die Strömung des flüssig-körnigen Innenplasmas ist nach der Auffassung Verworn's vollständig von der Kontraktion, beziehungsweise Expansion des zähen, hyalinen Plasmas abhängig. Der progressive Strom ist dann entsprechend dieser Theorie die Folge der Expansion und der regressive Strom die Folge der Kontraktion. Das Gesetz der Rhythmik der Strömung ließe sich, auf die Kontraktionshypothese bezogen, in folgender Weise ausdrücken: Die Summe der Kontraktions- und Expansionsphase ist für ein bestimmtes Plasmodium eine bestimmte und konstante Größe.

Ich bemerke aber, daß wir die Kontraktionshypothese nicht als eine unbestrittene Theorie betrachten dürfen, denn es ist vielmehr die Kontraktion als Ursache der Körnchenströmung in der letzten Zeit besonders von W. Biedermann[1] in Abrede gestellt worden. Nach der Meinung dieses Forschers ist die Anschauung, daß die Bewegungsvorgänge des Protoplasmas, besonders auch die Körnchenströmung, nur auf Kontraktion, d. h. auf analoge Erscheinungen wie die Muskelbewegung (Verworn) beruhen, ein bloßes Dogma. Auch Jensen (l. c., p. 872 d. Arb.), ein Anhänger der Kontraktionshypothese, meint, daß »die lebhaften Bewegungen der Binnenmasse (Strömungen, Wirbel), welche teilweise durch die peripheren Bewegungen veranlaßt werden, teils von diesen unabhängig« eine besondere Gruppe von Erscheinungen bilden.

Tatsächlich kann man die ganze Theorie durch die Annahme der Aktivität der Strömung mit einem Schlage umdrehen. Die Expansion des hyalinen Plasmas, wie man sie deutlich bei Plasmodien beobachten kann, wäre nur eine Folge des progressiven Stromes und die Kontraktionen, welche ich hingegen nie beobachten konnte, wären die Folge des regressiven Stromes.

---

[1] W. Biedermann, Vergleichende Physiologie der irritablen Substanzen (Ergeb. d. Physiol., Jahrg. 8, 1909, p. 99).

Es ist aber noch ein dritter Fall möglich. Wir können uns einen Plasmodiumast einem Kautschukschlauch analog vorstellen, durch dessen Kontraktion an einem Ende (dem hinteren Teile des Plasmodiums) das flüssige Plasma in den vorderen Teil (kopfartige Ausbreitung) hineingepreßt wird, wodurch die explosionsartigen Expansionen veranlaßt werden. In diesem Falle wäre die Kontraktionsphase identisch mit P und die Expansionsphase mit R.

Nur eines will ich noch betonen, daß durch die Auffindung des Rhythmus der Protoplasmaströmung, wenn auch dies vorläufig nur für Plasmodien gilt, neue Schwierigkeiten in der physikalisch-chemischen Erklärung der Protoplasmaströmung (Hofmeister, Berthold, Bütschli, Quincke, Verworn) hinzugekommen sind.

IX.

Die eigenartige rhythmische Protoplasmaströmung scheint doch nicht allein für Plasmodien charakteristisch zu sein, sie ist vielleicht bei Organismen, speziell aber bei Pflanzen sehr verbreitet. Manche langgestreckte Gregarinen, z. B. *Monocystis agilis* und *M. tenax* zeigen ein lebhaftes Hin- und Herströmen des flüssigen Innenplasmas. »Man sieht dasselbe nach dem einen Körperende hinfließen, wobei dasselbe keulig anschwillt, während das andere Ende sich verschmälert, worauf dann eine Strömung in der umgekehrten Richtung einsetzt und die Gestalt sich entsprechend ändert« (Bütschli, Protozoa[1]). Diese Beschreibung paßt gänzlich für die Strömung bei Plasmodien.

Auch die Strömung des flüssigen Protoplasmas in den Pilzhyphen, die sogenannte »flutende Strömung«, wie sie Schröter[2] bei Mucoraceen beschrieben hat, dürfte vielleicht derselben Art sein wie die Plasmodienströmung. Diese flutende Strömung ist nach Schröter in der Hauptsache ein Hin- und Herfluten des ganzen Protoplasmas.

Selbst die als Rotations- und Zirkulationsströmung bekannte Erscheinung in den Pflanzenzellen ist möglicherweise

[1] Zitiert nach Biedermann, l. c., p. 85.

[2] A. Schröter, Über Protoplasmaströmung bei Mucorineen. Flora 1905, Ergänzungsband.

eine rhythmische Bewegung. Ich verweise diesbezüglich auf folgende Stelle aus Hofmeister's Buch »Die Lehre von der Pflanzenzelle« (p.38): »Wie bei *Tradescantia* die Gestaltsänderung des Netzes aus Strängen strömenden Protoplasmas langsamer ist als bei Myxomyceten, so sind auch Perioden um vieles länger, in denen die Stromrichtung wechselt. Sie bleibt in derselben Bahn 10 bis 15 Minuten konstant, verlangsamt sich dann plötzlich, stockt während einer veränderlichen, zwischen wenigen Sekunden und mehreren Minuten schwankenden Frist, um dann in entgegengesetzte überzugehen.«

Es wäre nicht uninteressant, zu prüfen, ob in diesen genannten Fällen die Strömung einen ähnlichen Rhythmus aufweist, wie ich dies für die Plasmodien gezeigt habe.

X.

Schließlich möchte ich die wichtigsten Ergebnisse dieser Untersuchungen in folgender Weise zusammenstellen:

1. Die Protoplasmaströmung der Plasmodien ist ein rhythmischer Vorgang.

2. Der Rhythmus der Strömung besteht aus zwei Komponenten, aus einem progressiven (P) und einem regressiven (R) Strom, wobei jener in der Regel längere Zeit dauert als dieser ($P > R$).

3. Die Dauer eines rhythmischen Ganges, d. h. die Summe der Dauer des progressiven und regressiven Stromes ist für ein bestimmtes Plasmodium eine bestimmte und konstante Größe. Diese Größe habe ich Rhythmusdauer (T) genannt ($P + R = T$).

4. Die Rhythmusdauer ist nur in den Hauptströmen konstant; in den Neben- und Seitenströmen, welche im Entstehen und Auflösen begriffen sind, ist sie einer stetigen Veränderung unterworfen.

5. Die Rhythmusdauer nimmt mit der Entwicklung eines Plasmodiums stetig an Größe zu.

6. Die rhythmische Strömung des Protoplasmas kann durch mechanische Reize (Erschütterung) gestört werden. Die Störung gibt sich im Sinken oder Steigen der Rhythmusdauer kund.